A PROPOS DU SPHENOCLEA ZEYLANICA (SPHENOCLEACEÆ)

TH. MONOD

MONOD, TH. — 16.09.1980. A propos du Sphenoclea zeylanica (Sphenocleaceæ), *Adansonia*, ser. 2, 20 (2) : 147-164. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La position systématique des *Sphenocleaceæ* restant discutée, l'auteur apporte un certain nombre de précisions morphologiques sur la fleur, le fruit, la graine et la plantule de *Sphenoclea zeylanica*: il semble que ce soit encore à proximité des *Campanulaceæ* qu'il faille avec le plus de vraisemblance placer les *Sphenocleaceæ*.

ABSTRACT: The systematic affinities of the *Sphenocleaceæ* being still open to discussion, a certain number of morphological data are given on the flower, the fruit, the seed and the seedling of *Sphenoclea zeylanica*: it seems likely that the position of *Sphenocleaceæ* is still to be sought in the vicinity of *Campanulaceæ*.

Théodore Monod, Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

C'est en découvrant le 9 décembre 1978, sur la rive mauritanienne du Bas Sénégal, un épi anormal de *Sphenoclea zeylanica* Gaertner, 1788 [1] que mon attention a été attirée sur ce genre et sur le problème de sa position systématique.

1. LA FLEUR, LE FRUIT ET LA GRAINE DE *SPHENOCLEA*

On peut noter d'abord quelques incertitudes chez certains auteurs. BENTHAM & HOOKER (*Genera Plantarum*, II, 1876 : 560) qui avaient écrit : « corolla... 3-loba » (alors qu'elle est pentamère) ont été suivis par OLIVER (Fl. Trop. Afr., III, 1877 : 480), MUSCHLER (1972 : 946) et TACKHÖLM (1974 : 521); MUSCHLER ajoute même que les étamines, en réalité épipétales, sont " free from the corolla ".

BERHAUT (1967, fig. p. 331) représente un épi composé de fleurs à calice tétramère, alors qu'il y a bien 5 sépales; mais GAERTNER lui-même avait écrit (1788 : 113) : « *operculum rhomboideum, rigidiusculum, extus striis quator, cruciatis inscriptum* », erreur d'autant plus singulière que la figure de la planche 24 montre bien le « couvercle » de la pyxide portant 5 divisions (calicinales). BENTHAM & HOOKER (*l.c.*), suivis par OLIVER (*l.c.*) et HOOKER

1. *Pongati* (nom vernac.) VAN RHEEDE, 1792 : 47. — *Sphenoclea* Gaertner, 1788 : 113. — *Pongatium* A.-L. de Jussieu, 1789 : 443. — *Gaertnera* Retzius, 1791 : 24-25. — *Rapinia* Loureiro, 1793 : 156.

(Fl. Brit. India, III, 1888 : 438), décrivaient la préfloraison de la corolle comme valvaire, alors que tous les autres auteurs la tiennent pour « imbriquée » (*lato sensu*, évidemment). On a même insisté sur cette estivation pour séparer les *Sphenocleaceæ* des *Campanulaceæ*.

Il faut reconnaître qu'il n'est pas facile de décider, tant la corolle est molle et fragile : la figure 2 semble indiquer une préfloraison quinconciale et en tous les cas exclure le mode imbriqué (cochléaire) proprement dit. Toutefois, sur la fleur plus jeune (fig. 28 et 31), on pourrait songer au mode valvaire mais il n'est pas certain que les lobes corollins aient tout à fait conservé sur les spécimens dessinés leur disposition primitive.

Burger en 1967 (p. 122) affirme que l'opercule de la pyxide " comes off above the persistent sepals " : en fait la déhiscence se fait *au-dessous* de ces derniers (fig. 1 et 30).

Sur la position de l'ovaire (infère ou semi-infère) on a pu hésiter mais je pense, étant donnée la présence du sommet de l'ovaire au-dessus de l'insertion des lobes calicinaux libres, que l'on peut accepter la nature semi-infère de l'ovaire, ce que font d'ailleurs Airy Shaw (1948 : 27) et Hepper (1963 : 307); je reviendrai plus loin sur la question.

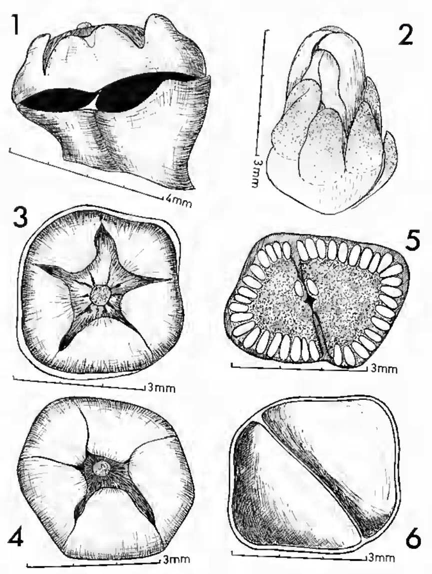
La morphologie florale de *Sphenoclea zeylanica* présente deux séries de caractères, les uns ayant une signification phylétique (gamopétalie, placentation, etc.), les autres paraissant dérivés de la nature de l'inflorescence, ici un épi d'une densité exceptionnelle puisque les fleurs s'y trouvent serrées au point d'acquérir *en surface* un contour plus ou moins rhombique-losangique passant *en profondeur* à une base linéaire d'insertion sur l'axe.

En surface les fleurs se trouvent donc étroitement juxtaposées en rangées hélicoïdales, la partie visible de chaque fleur comprenant 2 préfeuilles étroites, aplaties, à base élargie et à sommet arrondi — 1 bractée étroite, aplatie, à sommet plus ou moins en capuchon (venant emboîter et coiffer le dièdre de la ligne de déhiscence de la capsule) et prolongée en apiculum — 5 sépales à sommet arrondi, redressés dans la fleur jeune mais venant s'appliquer sur le « couvercle » de la pyxide au fur et à mesure de la maturation et de la dilatation de cette dernière — 1 corolle gamopétale 5-lobée, excessivement fugace — 5 étamines épipétales et alternipétales — 1 style presque sessile surmonté d'un stigmate globuleux-bilobé.

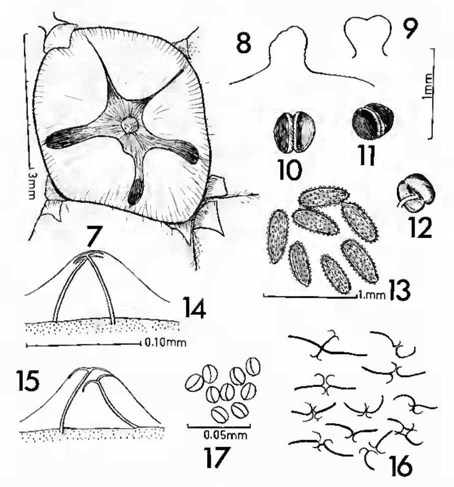
Cet « étage supérieur » de la fleur (calice + « plafond » bombé de l'ovaire) représentant sa partie visible à la surface de l'épi, est vert; il se séparera[1] suivant une ligne de déhiscence circumscissile (*cf.* Subramanyam & Raju, 1952) de toute la partie « immergée », invisible en surface, de l'ovaire, non caduque et qui reste fixée au rachis après la chute de l'opercule et, ensuite, des graines.

Sur la surface argentée[2] de l' « étage inférieur », et principal, de l'ovaire, de fines lignes verticales révèlent le trajet des quelques vaisseaux qui la parcourent et irriguent le périanthe.

1. La corolle (avec l'androcée) est alors déjà tombée, et depuis longtemps.
2. Les cellules de la paroi de la capsule sont mortes et aérifères.



Pl. 1. — **Sphenoclea zeylanica : 1,** capsule en voie de déhiscence circumscissile : le couvercle, induré, de la pyxide, auquel restent attachés les lobes calycinaux se séparent de la base, membraneuse, de la capsule; **2,** fleur avec sa corolle à préfloraison paraissant quinconciale et une préfeuille; **3-4,** capsule en voie de maturation, après la chute, très précoce de la corolle (en vue apicale); **5,** ovaire coupe transversale, montrant sa bipartition en 2 loges et en 2 placentas très développés; **6,** base de la capsule, apres chute des graines.

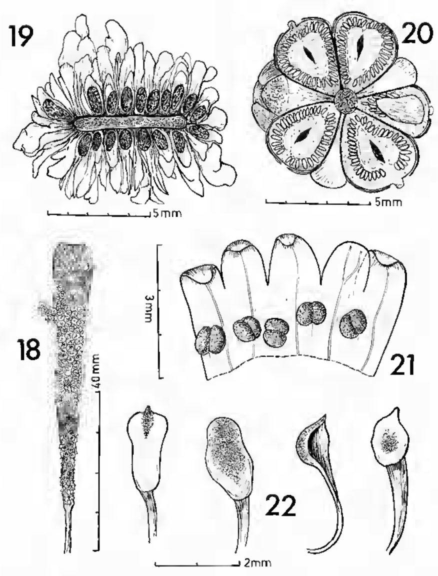


Pl. 2. — **Sphenoclea zeylanica** : **7**, capsule en vue apicale, après la chute de la corolle, avec le sommet de plusieurs bractées et préfeuilles; **8-9**, style; **10-12**, étamines; **13**, graines; **14-15**, détail des protubérances du tégument séminal; **16**, armatures de ces protubérances telles qu'elles apparaissent à plat, entre lame et lamelle; **17**, pollen.

La vascularisation de la fleur de *Sphenoclea* a été étudiée par Gupta (1959 : 56-58, fig. 1-16).

La paroi ovarienne, qui est aussi celle d'un étage floral inférieur puisque l'ovaire est semi-infère, est d'une minceur extrême, à ce point qu'elle en devient transparente et laisse apercevoir à l'intérieur les innombrables et minuscules ovules, ou, plus tard, les graines, couleur de miel.

Cette paroi comporte d'abord (fig. 48) deux épidermes, séparés par un parenchyme qui va s'écraser et perdre sa structure cellulaire en même temps que l'épiderme externe (fig. 40); la paroi peut alors paraître à



Pl. 3. — **Sphenoclea zeylanica : 18,** épi anormal comportant une fasciation aplatie et une amorce de bifurcation ; **19,** coupe de la partie fasciée de l'épi ; **20,** coupe d'un épi normal ; **21,** corolle et étamines ; **22,** bractées, aspects divers.

3 couches (fig. 42) ou à 2 seulement : épiderme interne et vestiges parenchyme + épiderme externe (fig. 41, 42, 49); enfin il peut ne subsister que 2 strates (fig. 44) représentant sans doute les 2 épidermes dégénérés, le parenchyme ayant alors disparu. A ce stade, la paroi de la capsule n'est pas sans ressembler à une pelure d'oignon : on ne distingue plus que 2 couches cellulaires (les 2 épidermes évidemment, avec quelques vestiges du parenchyme (p. ex. traces de vaisseaux). La paroi de l'hypanthium renferme de nombreuses mâcles en oursin, d'oxalate de calcium.

Cette morphologie est sans doute avant tout le résultat des actions mécaniques qui s'exercent au sein de l'épi : la paroi normale de l'hypanthium, laminée, a fini par se réduire à l'extrême.

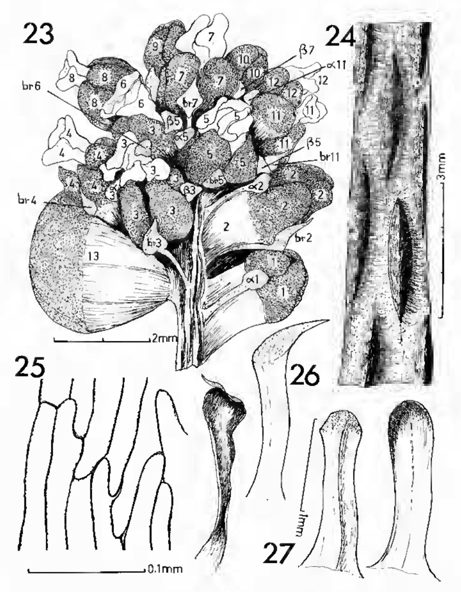
La déhiscence de la pyxide a été étudiée par SUBRAMANYAM & RAJU (1952) qui décrivent un anneau de cellules lignifiées *à la base* du « couvercle » (plafond ovarien + calice). Les auteurs figurent (fig. 4-7), même au stade de la déhiscence, une paroi capsulaire avec des cellules sans différentiation particulière, celles de l'épiderme externe étant les plus volumineuses et les cellules adjacentes à la ligne de déhiscence ne présentant pas d'aplatissement. Si la lignification du bourrelet annulaire de la base du « couvercle » peut jouer un rôle, la pression des graines n'est peut-être pas étrangère non plus à la séparation des deux parties de la pyxide[1].

Ce que j'ai observé au bord supérieur de la base de la pyxide, donc juste au-dessous de la ligne de déhiscence, complète sans doute les observations antérieures. On distingue en effet à ce niveau deux couches cellulaires dans la paroi de la capsule (fig. 50-51) : l'externe est à ce niveau composée de petites cellules d'orientations diverses relayées vers le bas par les longues et étroites cellules de la paroi latérale, et montrant des épaississements scalariformes de leur paroi; l'interne se compose ici de grosses cellules plus ou moins isodiamétriques mais passant vers le haut à une disposition horizontale stratifiée, les cellules devenant aplaties et fusiformes, à aspect de méristème. L'existence de ce niveau fragile, entre les cellules lignifiées de la base du « couvercle » et les cellules à épaississements, donc plus rigides, du sommet de la couche externe, explique la facilité de rupture de cette région, que l'on peut fort bien imaginer provoquée (ou seulement facilitée?) par la pression du contenu de la pyxide (placenta massif et graines).

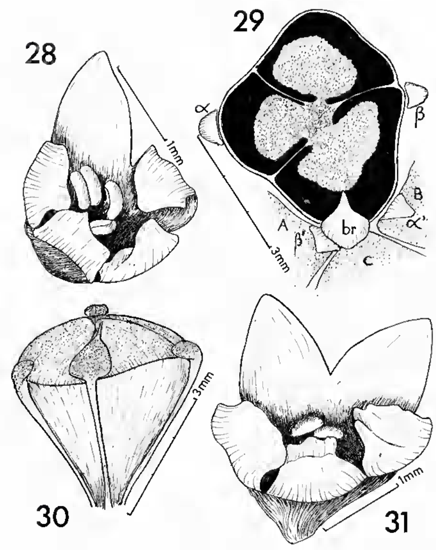
On ne sait rien de la pollinisation mais on peut penser que la fleur est autogame, sinon presque cléistogame : en effet le tube de la corolle se trouve plus ou moins étranglé par les lobes du calice dressés, et appliqués contre lui, si bien qu'on ne voit pas comment un Insecte pourrait pénétrer dans la corolle; d'ailleurs il n'y a ni disque ni nectaires et le stigmate est glabre[2].

La graine est minuscule (env. 0,6-0,7 mm), « *arenacea..., instar piscium seminis* » dit VAN RHEEDE (1792 : 47).

1. Et peut-être, plus généralement, pression du contenu de la pyxide qui renferme non seulement d'innombrables graines mais un très volumineux placenta charnu, gonflé de grosses cellules plus ou moins organisées en piliers-supports des graines (fig. 52).
2. Celui des Campanulacées est plus ou moins poilu.

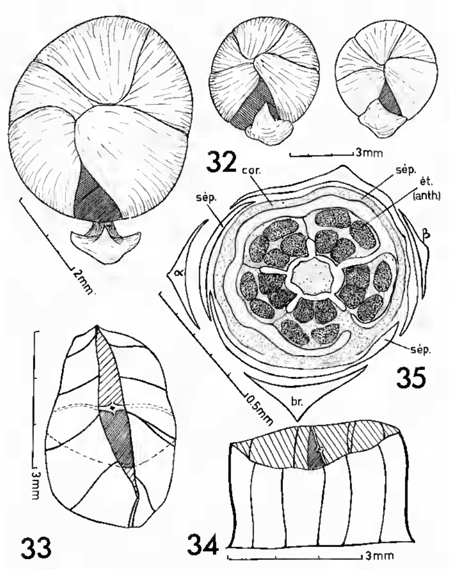


Pl. 4. — **Sphenoclea zeylanica** ; **23**, sommet d'un épi fleuri; **24**, rachis avec les insertions linéaires des fleurs; **25**, épiderme externe de la paroi de la capsule; **26**, deux bractées; **27**, deux préfeuilles.



Pl. 5. — **Sphenoclea zeylanica** : **28**, corolle; **29**, capsule anormale, tripartite (A, B, C, bords de 3 fleurs voisines); **30**, capsule, avec sa bractée et ses 2 préfeuilles; **31**, corolle.

L'ornementation de la graine (fig. 14-16 et 45-47) semble très caractéristique; en effet, les épaississements de la paroi des cellules de l'épiderme séminal constituent dans chaque cellule 2 trabécules à extrémité bifide, divisée en 2 bras recourbés, comme ceux d'une ancre; ces deux pièces anchoriformes peuvent se juxtaposer, s'accoler, et même, semble-t-il, se



Pl. 6. — **Sphenoclea zeylanica** : **32,** vue apicale de l'ovaire avec ses sépales et la bractée florale; **33,** partie inférieure de la capsule, montrant le tracé rétréci de l'insertion sur le rachis avec le septum et un certain nombre de vaisseaux; **34,** *idem*, vue latérale; **35,** coupe dans le périanthe.

souder (fig. 16). SUBRAMANYAM (1950, p. 62) avait déjà entrevu ce détail, décrivant les " inner walls of epidermis cells conspicuously thickened into radial spine-like outgrowths ".

Les données publiées concernant l'albumen ne sont pas très claires, les auteurs parlant en général d'un albumen réduit ou absent.

La coupe d'une graine (fig. 45-47) montre, accolée au tégument séminal et tapissant entièrement la cavité centrale (que ne remplit pas l'embryon, du moins sur les coupes), une couche de grosses cellules à contenu dense; il s'agit de l' « assise protéique » (GUIGNARD, 1893; ABRIAL, 1910), qui représente un vestige d'albumen cellulaire. La graine mûre de *Sphenoclea* n'est donc pas *stricto sensu*, exalbuminée.

2. LA FAMILLE : *SPHENOCLEACEÆ*

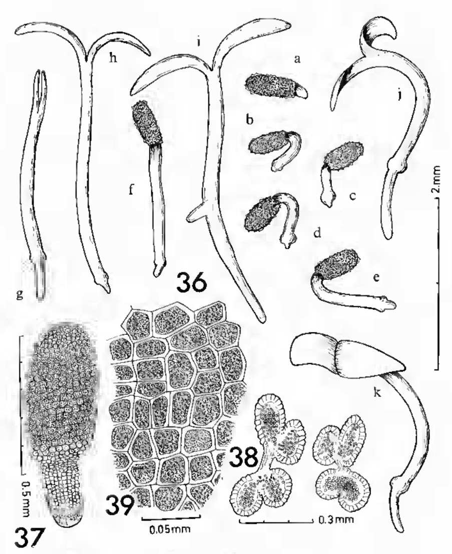
La création de la famille des *Sphenocleaceæ* est parfois attribuée à (LINDLEY) MARTIUS *ex* DC., à MARTIUS *ex* LINDLEY, à MARTIUS, voire à A. P. DE CANDOLLE (Code de la nomenclature botanique, 1978 : 255). En réalité, le terme lui-même se trouve dès 1835 chez MARTIUS (p. 31) : « *Ordo Sphenocleaceæ* » (N° 162), juste avant 163. *Campanulaceæ* et 164. *Lobeliaceæ*. Mais il ne s'agit que d'un nom qui, sans diagnose, reste illégitime. En 1836, LINDLEY (p. 238) définit bien les *Sphenocleaceæ* mais comme devant probablement représenter un « sub-Order » [= sous-famille] des *Campanulaceæ*, et, en 1839, A. P. DE CANDOLLE (Prodr., VII : 548) admet l'autonomie de la famille et la définit.

Faut-il écrire : *Sphenocleaceæ* Martius 1835 *ex* LINDLEY 1836 ou : Martius 1835 *ex* DC. 1839? Même si DE CANDOLLE a bien le premier défini une *famille*, est-il juste d'oublier qu'il a trouvé le mot déjà créé?

La diagnose de la famille[1], modifiée d'après AIRY SHAW (1948) et *in* HEPPER (1943), WILLIS (1966) et THULIN (1973), serait la suivante :

Herbacée annuelle à *tige* dressée, ramifiée, épaisse, spongieuse-fistuleuse[2]. Racines longues, fibreuses. *Feuilles* alternes, simples, entières, elliptiques-aiguës, exstipulées. *Inflorescences* terminales, en épis très denses, pointus, à floraison acropète[3]. *Fleurs* très petites avec 1 bractée (axiale) et 2 préfeuilles (latérales)[4], actinomorphes (mais plus ou moins déformées en rhombes par l'extrême compacité de l'épi), pentamères[5], bisexuées,

1. Et aussi, celle-ci étant unigénérique, du genre *Sphenoclea*.
2. La question de savoir s'il existe ou non des laticifères ne paraît pas élucidée et de nouvelles recherches seront nécessaires.
3. Le mot est mauvais, étant hybride, mais « centripète » que l'on trouve utilisé comme synonyme d' « ascendant » (p. ex. P. JAEGER, Morphologie et biologie florales chez les Dipsacacées, 1938 : 10) l'est aussi et s'applique d'ailleurs mal à un épi allongé.
4. Les auteurs utilisent en général « bractéales », mais le terme semble ambigu, pouvant désigner à la fois une petite bractée ou une préfeuille.
5. Comment LOUREIRO (1793: 157) a-t-il pu écrire que le calice était « *8-partitus* »?



Pl. 7. — **Sphenoclea zeylanica : 36 (a-k),** germinations; **37,** embryon; **38,** anthères (coupe); **39,** assise endospermique de la graine.

rétrécies vers le bas en coin[1] et à insertion hélicoïdale sur le rachis (fig. 24). *Sépales* 5, insérés circulairement sur tout le pourtour de l'ovaire au niveau de la déhiscence, à sommet arrondi, appliqués sur la « coupole » apicale de l'ovaire, persistants, à préfloraison quinconciale[2] et demeurant basalement soudés à l'opercule de la pyxide. *Corolle* campanulée-urcéolée, gamopétale épigyne, à 5 lobes imbriqués, très précocement caduque. *Étamines* 5, alternipétales, épipétales, filaments très courts[3], anthères globuleuses-arrondies, introrses, à déhiscence longitudinale. *Pollen* « tricolporé à tricolporoïdé (pore mal défini), relativement petit et, en vue méridienne, avec une tendance à la forme rectangulaire; ornementation à peine visible » (*fide* J. MALEY, *in litt.*, 21.3.79); le pollen de *Sphenoclea zeylanica* est décrit par CHAPMAN (1966 : 199) comme " subprolate, 3-colporate, reticulate " et mesurant 17,5 × 15 µm. DUNBAR (1975 *a* : 106, 108, fig. 5 E) ajoute : " sexine with rounded protrusions of different sizes ". *Ovaire* semi-infère, à paroi très mince, membraneuse et même translucide dans sa partie profonde, cunéiforme, biloculaire[4], à placentas axiles, très développés, charnus, largement adnés à la cloison sur laquelle ils font saillie en cône renversé, arrondis vers le haut, rétrécis vers le bas (fig. 54), et à surface (une fois les graines tombées) microscopiquement muriquée par la juxtaposition de la surface convexe des piliers ou " tabourets " (fig. 51, 52, 54) sur lesquels sont insérés les ovules; ceux-ci anatropes, " unitegmic, tenuinucellate " (CORNER, 1976 : 256); style pratiquement nul[5], stigmate capité, légèrement bilobé, glabre. Ni *disque*, ni *nectaires*. *Capsule* obconique à base rétrécie en coin, membraneuse, circumscissile, à opercule induré, légèrement bombé et portant les sépales persistants. *Graines* très petites et très nombreuses, à la fois costulées et microscopiquement tuberculées (saillies cuticulaires aérifères)[6]; albumen cellulaire, réduit dans la graine mûre à une seule assise, avec 2 haustoria (4-cellulaires), l'un micropylaire, l'autre chalazien; embryon axial, droit.

L'anatomie de *Sphenoclea* a été peu étudiée (voir cependant METCALFE & CHALK (1950 : 815) qui ont travaillé à Kew sur du matériel en alcool (feuille et axe) et D'ALMEIDA (1934) : tissu aérifère de la tige).

1. D'où le nom du genre, à partir de σφήν, -ός, coin; mais la terminaison *-clea* demeure difficile à identifier, malgré la consultation de deux hellénistes : GAERTNER ne dit malheureusement rien de la formation du nouveau nom. S'agirait-il d'une latinisation, à vrai dire assez inattendue, d'un χλεis, -ειδός? Bien que le mot signifie « clé », et non « clou » (*clavus*) que l'on attendrait plutôt sans doute.

On pouvait espérer découvrir quelque renseignement dans les descriptions des genres *Nauclea* LINNÉ (Sp. Pl., 2e éd., 1762 : 243) ou *Dioclea* (C. SPRENGEL *in* LINNÉ, Syst. Pl., ed. 1 : 1825: 502), mais ni l'une ni l'autre des étymologies n'est indiquée.

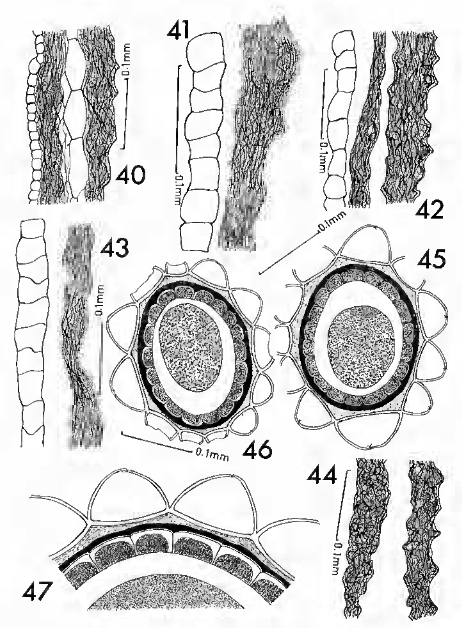
2. BAILLON (Hist. des Plantes 8, 1886 : 361) avait parfaitement précisé : « *sepala quincunciali-imbricata* », mais les autres auteurs (p. ex. OLIVER, 1877; AIRY SHAW, 1948 et 1966 *in* WILLIS; THULIN, 1973, etc.) notent simplement une préfloraison « imbriquée », ce qui est insuffisant puisque l'on doit, semble-t-il, distinguer le mode imbriqué (cochléaire) du quinconcial.

3. Plusieurs auteurs donnent le filament comme dilaté à la base (p. ex. *inter alios* : THULIN, 1973) : je n'ai rien observé de semblable.

4. On peut en observer de triloculaires (fig. 29).

5. JUSSIEU (1789 : 443) : « *stylus 0* » et LOUREIRO (1793 : 156) : « *stylus nullus* ».

6. "...testa with only *o.e.* persistant as a layer of cuboid cells with fibrous thickenings on the inner wall; *i.e.* at first endothelial " (CORNER, 1976 : 256).



Pl. 8. — **Sphenoclea zeylanica** : **40,** paroi de la capsule (épiderme interne-parenchyme en voie d'écrasement uni à l'épiderme externe « destructuré »); **41,** *idem* (épiderme interne décollé des couches extérieures (parenchyme + épiderme externe) « déstructurées »; **42,** *idem* (épiderme interne-parenchyme et épiderme externe « déstructurés »); **43,** *idem* (comme fig. 41); **44,** *idem* (épiderme interne ici « destructuré » à son tour); **45-46,** coupe de la graine, avec : 1° le tégument séminal, dont l'épiderme se soulève en protubérances aérifères - 2° une couche endospermique interprétée comme un albumen vestigiel - 3° l'embryon; **47,** portion du tégument séminal (dessin à main levée).

La question, importante pour la comparaison avec les Campanulacées, de la présence de laticifères ne semble pas tout à fait claire : " No typical laticiferous canals noted in the phloem, but occasional, rather wide, elongated cells filled with granular contents which were observed in the phloem may be laticiferous " (METCALFE & CHALK, 1950 : 815).

Les mêmes auteurs signalent la présence de " cluster cristals " (p. 815 et 816), que l'on observe aisément dans l'épiderme externe de la membrane pyxidaire (fig. 53), et aussi l'absence de raphides (communs chez *Phytolacca*).

3. AFFINITÉS

On a beaucoup hésité sur la position systématique des *Sphenocleaceæ* et dès 1849 HOOKER & BENTHAM (Flora nigritana : 575, *in* HOOKER, Niger Flora) écrivaient de *Sphenoclea zeylanica :* " It is another of those anomalous species, which has not as yet been clearly connected with any known Order [*i.e.* Famille], and which, to cut the Gordian knot, is considered by some as constituting a natural Order of itself ".

On sait que le genre *Sphenoclea* a cependant été très généralement placé dans les *Campanulaceæ* où il constituait une tribu des *Sphenocleæ* caractérisée par la préfloraison imbriquée et la capsule circumscissile.

En 1948 SHAW, en adoptant la famille *Sphenocleaceæ*, la juge sans affinité réelle avec les *Campanulaceæ*[1], mais estime pouvoir la rapprocher des *Phytolaccaceæ* et plus ou moins intermédiaire entre celles-ci et les *Primulaceæ*. En 1979 (*in litt.*, 26.1.1979) AIRY SHAW demeure convaincu que le groupe " has practically *no* connection with the *Campanulaceæ*, but comes somewhere between the *Centrospermæ* and the *Primulaceæ* ".

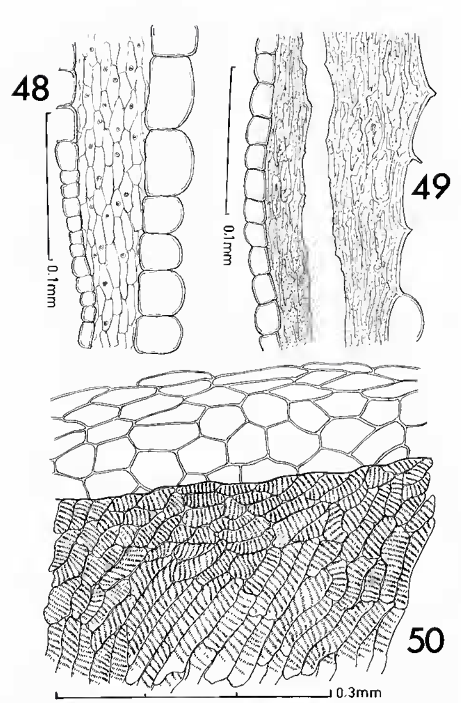
HUTCHINSON en 1959 laisse *Sphenoclea* dans les *Campanulaceæ* et souligne le fait qu'une ressemblance avec *Phytolacca* reste entièrement superficielle, due à une évolution parallèle de l'inflorescence[2].

C'est à SUBRAMANYAM (1950) que l'on doit une discussion détaillée, fondée sur l'anatomie et l'embryologie de la position de *Sphenoclea :* d'après les caractères énumérés par l'auteur[3], *Sphenoclea* ne pourrait être rapproché des *Phytolaccaceæ*, ni des *Primulaceæ* et que tout en se révélant assez distinct des *Campanulaceæ* pour constituer une famille autonome, il n'en doit pas moins demeurer, à côté de ces dernières, et des *Lobeliaceæ*, dans l'ordre des Campanulales. C'est d'ailleurs la solution qui tend à se voir aujourd'hui acceptée, par exemple par HEPPER en 1963.

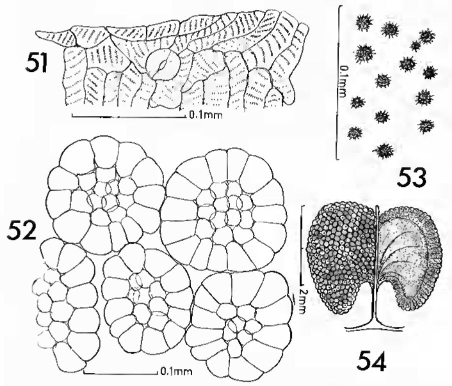
1. AIRY SHAW ne fournit d'ailleurs pas les arguments morphologiques sur lesquels il se fonde, se contentant de renvoyer à un travail à paraître dans le Kew Bulletin. Cet article n'a en fait jamais paru, comme a bien voulu me le préciser l'auteur (*in litt.*, 26.1.1979).

2. On doit reconnaître que cette convergence soit assez frappante pour qu'un *Sphenoclea* ait été identifié comme *Phytolacca octandra* (F.T.A. 6 : 98) ; *cf.* HEPPER 1963 : 307.

3. Y compris l'absence (probable) de laticifères chez *Sphenoclea*.



Pl. 9. — **Sphenoclea zeylanica** : **48,** coupe de la paroi de la capsule à l'état jeune, avec les 2 épidermes et un parenchyme normal, pas encore écrasé et dédifférentié; **49,** la même paroi, stade ultérieur ou seul l'épiderme interne reste différencié (cf. fig. 41-43); **50,** cellules épidermiques à épaississements de la paroi, au-dessous du niveau de la déhiscence de la pyxide.



Pl. 10. — **Sphenoclea zeylanica** : **51**, parenchyme du placenta; **52, 53**, mâcles d'oxalate de calcium dans l'hypanthium; **54**, coupe verticale des placentas (sans les graines) montrant les piliers « tabourets » servant de support aux graines.

Subramanyam a fourni en 1950 (p. 62) un tableau comparatif des caractères des Campanulacées et des Sphénocléacées. Ces dernières auraient en commun avec les précédentes : 3 couches, en plus du tapetum, dans la paroi de l'anthère — un tapetum de type glandulaire et des loges bisulquées, — des grains de pollen tétraédriques, rarement isobilatéraux, — des ovules en nombre indéfini, anatropes, unitéguminées, " tenuinucellate " — un endothélium présent — un sac embryonnaire de type *Polygonum*, long et rétréci aux deux extrémités à maturité, — des antipodes 3-cellulaires, — un albumen cellulaire, de type *Scutellaria*.

L'étude de Gupta (1959) sur la vascularisation comparée des fleurs de *Sphenoclea*, *Lobelia* et *Campanula* aboutit à cette conclusion que les différences constatées sont de peu d'importance et " as such do not provide any support for the separation of *Sphenoclea* from the *Campanulaceæ* ".

Schmidt en 1904 avait cependant noté divers caractères séparant *Sphenoclea* des Campanulacées, suivi par Metcalfe & Chalk en 1950

(p. 816) qui semblent cependant hésiter à accepter l'autonomie d'une famille Sphénocléacées.

La conclusion de DUNBAR & WALLENTINUS (1976 : 72), fondée sur l'étude ultrastructurale *de surface* des pollens est que *Goodeniaceæ* et *Sphenocleaceæ* sont " closely connected to *Campanulaceæ* ", ce qui rejoint l'opinion de SUBRAMANYAM (1950) citée plus haut.

AGARDH (1868 : 340) avait suggéré une position intermédiaire entre les Lythracées et les Primulacées; d'autres rapprochements ont été tentés, par exemple avec les Portulacacées ou les Aizocées; EMBERGER (1960 : 570-571) place *Sphenoclea* dans les « Centrospermées », mais songera aussi à une parenté avec les Phytolaccacées (p. 571) et finalement abandonnera (p. 1309) ce dernier rapprochement pour en accepter un avec les Campanulacées... C'est dire que le problème des affinités des *Sphenocleaceæ* ne semble pas résolu.

Qu'il s'agisse d'une famille autonome, on l'admet de plus en plus souvent, mais où doit-on la placer?

De nouvelles recherches seront sans doute nécessaires pour en décider.

BIBLIOGRAPHIE

ABRIAL, C., 1910. — *De la persistance d'une partie de l'albumen chez les graines dites exalbuminées*, Lyon, VI + 58 p., *28 fig.*

AGARDH, J. G., 1868. — *Theoria systematis plantarum...*, Lund, XCVI + 404 p. + 4 p Index + 56 p.

AIRY SHAW, H. K., 1948. — Sphenocleaceæ : 27-28, *fig. 1, in :* C. G. G. J. VAN STEENIS, ed., *Flora malesiana*, ser. 1, 4.

BERHAUT, J., 1967. — *Flore du Sénégal*, ed. 2, 485 p.

BURGER, W., 1967. — Families of Flowering Plants in Ethiopia, *College of Agriculture of Diré Dawa, Exp. St. Bull.* 45, 236 p., *74 tab.*

CHAPMAN, J. L., 1966. — Comparative Palynology in Campanulaceæ, *Trans. Kansas Acad. Sc.* 69 (3-4) : 197-200, *fig. 1.*

CORNER, E. J. H., 1976. — *The seeds of Dicotyledons*, Cambridge University Press, I, XI + 311 p. et 2 (Illustr.), VII + 552 p., *647 fig.*

D'ALMEIDA, J. F. R., 1934. — On the development of secondary aerating tissues in the stem of Sphenoclea zeylanica Gaertn., *Abstr. Proc. Indian Sc. Congr. Assoc.* : 314-315.

DUNBAR, A., 1975. — On pollen of Campanulaceæ and Related Families with Special Reference to the Surface Ultrastructure. I. Campanulaceæ Subfam. Campanuloidæ, *Bot. Notiser* 128 (1) : 73-101, *fig. 1-16.*

DUNBAR, A., 1975. — *Idem.* II. Campanulaceæ Subfam. Cyphioidæ and Subfam. Lobelioidæ; Goodeniaceæ; Sphenocleaceæ, *ibid.* : 102-118, *fig. 1-9.*

DUNBAR, A. & WALLENTINUS, H. G., 1976. — On pollen of Campanulaceæ. III. A numerical taxonomic Investigation, *ibid.* 129 (1) : 69-72, *1 fig., 1 tab.*

EICHLER, A. W., 1875. — *Blüthendiagramme*, Erster Theil, Leipzig, VIII + 348 p., *176 fig.*

EMBERGER, L., 1960. — *Les végétaux vasculaires*, I, p. I-XII + 1-753, *fig. 1-1074* et 2 : 754-1539, *fig. 1075-1920.*

GAERTNER, J., 1788. — *De Fructibus et Seminibus Plantarum...*, [*1*], CLXXII + 384 p., 79 pl.

GUIGNARD, L., 1893. — Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal, *Journ. de Bot.* 7 (1) : 1-34, *fig. 1-30;* 4 : 31-47, *fig. 31-47;* 6 : 97-106, *fig. 48-65;* 8 : 140-155, *fig. 66-80;* 11 : 205-214, *fig. 81-103;* 13-14 : 241-250, *fig. 104-129;* 15 : 282-296, *fig. 27* (*sic*)-152; 16 : 303-311, *fig. 153-158.*

GUPTA, D. P., 1959. — Vascular anatomy of the flower of *Sphenoclea zeylanica* Gaertn. and some other related species, *Proc. nat. Inst. Sc. India* 25 B (2) : 55-64, *54 fig.*

HEPPER, F. N., 1963. — Sphenocleaceæ, *in: Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 2 : 307-309, *fig. 272.*

HUTCHINSON, J., 1959. — *The families of flowering plants*, ed. 2, Oxford, 1, XV + 510 p., *342 fig.*

JUSSIEU, A. L. DE, 1789. — *Genera Plantarum...*, Parisiis, 499 p.

KAUSIK, S. B. & SUBRAMANYAM, K., 1946. — A contribution to the life-history of *Sphenoclea zeylanica* Gaertn., *Proc. Indian Acad. Sc.*, B, 23 (6) : 274-280, *33 fig.*

LINDLEY, J., 1836. — *Natural System of Botany...*, ed. 2, London, XXV + 526 p.

LOUREIRO, J. DE, 1793. — *Flora Cochinchinensis...*, ed. 2, Berolini, I, XXIV + 432 p.

MARTIN, A. C., 1946. — The Comparative Internal morphology of seeds, *The Amer. Midl. Nat.* 36 (3) : 513-660, *4 fig.*, *67 tab.*

MARTIUS, K. F. P. VON, 1835. — *Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos...*, Nürnberg, XVIII + 72 p.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of Dicotyledons...*, Oxford, 2 : 725-1500, *fig. 168-317*, pl. A-C.

MUSCHLER, R., 1912. — *A Manual Flora of Egypt*, Berlin, 2 : 673-1312.

NETOLITZKY, F., 1926. — *Anatomie der Angiospermen Samen*, Handb. der Pfl. Anat. 10.

RETHKE, R. V., 1946. — The anatomy of circumscissile dehiscence, *Amer. Journ. Bot.* 33 : 677-683.

ROBERTY, G., 1953. — Proposition pour la nomenclature des groupements systématiques de rang supérieur à l'espèce, *Ann. Mus. colonial de Marseille* 61 (2) : 5-75, *3 fig.*

ROTH, I., 1977. — *Fruits of Angiosperms*, Handbuch der Pflanzenanatomie, Spez. X, 1 Berlin & Stuttgart, XVI + 675 p., *232 fig.* — Sphenoclea : 168.

RETZIUS, A. J., 1791. — *Fasciculus Observationum Botanicarum sextus*, Lipsiæ : 15-40.

RHEEDE TOT DRAAKESTEIN, H. A., 1792. — *Horti malabarici pars undecima de Herbis...* (collab. Alr. a POOT & J. COMMELIN), Amstelædami, 133 p., *65 tab.*

SCHMIDT, H., 1904. — *Systematisch-anatomische Untersuchungen des Blattes der Campanuloideen*, Dissert., Erlangen, 104 p., *non vidi.*

SINGH, B., 1964. — Development and structure of Angiosperm seed. 1. Review of the indian work, *Bull. nat. bot. Gardens* (*Lucknow*) 89, 115 p., *168 fig.* — Sphenocleaceæ : 71.

SUBRAMANYAM, K., 1950. — A contribution to our knowledge of the systematic position of the Sphenocleaceæ, *Proc. Indian Acad. Sc.*, B, 31 (1) : 60-65, *1 fig.*

SUBRAMANYAM, K. & RAJU, M. V. S., 1952. — Circumscissile dehiscence in Sphenoclea zeylanica, *Curr. Sc.* (*Bangalore*) 21 : 139-140, *fig. 1-7.*

SUBRAMANYAM, K. & RAJU, M. V. S., 1953. — Circumscissile dehiscence in some Angiosperms, *Amer. Journ. Bot.* 40 (8) : 571-574, *27 fig.*

TACKHOLM, V., 1974. — *Students' flora of Egypt*, ed. 2, Beirut, 888 p., *292 tab.*, 64 phot.

THULIN, M., 1973. — Sphenocleaceæ, *in : Flore d'Afrique Centrale*, Bruxelles, 5 p., *tab. 1.*

THULIN, M., 1978. — Sphénocléacées, *in : Flore de Madagascar et des Comores*, 187 bis : 25-26.

WHITE, L., 1948. — Fasciation, *Bot. Rev.* 14 (6) : 119-358. Bibliographie de 209 références.

WILLIS, J. C., 1906. — *A dictionary of the flowering Plants and Ferns*, ed. 7 (H. K. AIRY SHAW rev.), Cambridge, 1214 + LIII p.